

小麦族下 *Hystrix longearistata* 和 *Hystrix duthiei* 的生物系统学研究*

周永红 杨俊良 颜 济 郑有良

(四川农业大学小麦研究所 都江堰市 611830)

Biosystematic studies on *Hystrix longearistata* from Japan and *Hystrix duthiei* from China (Poaceae: Triticeae)

ZHOU Yong-Hong YANG Jun-Liang YAN Ji ZHENG You-Liang

(Triticeae Research Institute, Sichuan Agricultural University, Dujiangyan 611830, Sichuan)

Abstract Morphological comparison, cytogenetic study and fertility analysis of *Hystrix duthiei* ($2n=28$) from China, *Hystrix longearistata* ($2n=28$) from Japan and their artificial hybrids were carried out. Morphologically *H. duthiei* was similar to *H. longearistata*. *H. longearistata* had longer lemma awn, wider leaf and 2~3 florets per spikelet, while *H. duthiei* had 1~2 florets per spikelet. These two taxa can be easily crossed. F_1 hybrids showed very high degree of bivalent pairing (13~14 bivalents) at the metaphase-I of meiosis. No multivalents were found. The fertility of pollen and seed set of the parents were normal, while the F_1 hybrids were of only partial fertility. *H. longearistata* was closely related to *H. duthiei*. They should be included in the same species. Because of the differences of their distributions and habitats, some morphological divergency and a little sterility barrier have had appeared between them. It is reasonable to treat *Hystrix longearistata* as a subspecies of *Hystrix duthiei*.

Key words *Hystrix duthiei*; *Hystrix longearistata*; Interspecific hybrids; Biosystematics; Chromosome pairing; Fertility

摘要 对 *Hystrix duthiei*、*H. longearistata* 和它们的人工种间杂种花粉母细胞减数分裂染色体配对行为、繁育特征和形态特征进行了比较分析,结果表明:(1)这两个分类单位形态差异较小,*H. longearistata* 的外稃芒较长,叶片较宽,每小穗具2~3个小花;*H. duthiei* 的外稃芒较短,叶片较窄,每小穗具1~2个小花。(2)它们很容易杂交,杂种 F_1 染色体配对频率很高,为13~14个二价体。(3)亲本种花粉育性和结实性正常,杂种 F_1 花粉育性较低,结实性较差。(4) *H. longearistata* 和 *H. duthiei* 亲缘关系很近,是同一物种。由于地理分布和生境的差异,使它们在形态上开始分异,并出现一定程度的生殖隔离。把 *H. longearistata* 处理为 *Hystrix duthiei* 的一亚种是合理的。

关键词 猓草;长芒猓草;种间杂种;生物系统学;染色体配对;繁育性

猓草属 *Hystrix* Moench 是禾本科 Poaceae 小麦族 Triticeae 中一多年生小属,其典型特征是具有强烈退化的颖或无颖。自 Moench 1794 年以 *Hystrix patula* 为模式建立 *Hystrix* 以来,该属报道约有 11 余种 (Osada, 1989; Bor, 1960; Pilger, 1954; Hitchcock, 1951)。然而,目前关于 *Hystrix* 属的地位和它属内等级的划分存在较大的分歧。有些学者认为这些物种应放在 *Hystrix* 内 (Baden *et al.*, 1997; Kuo, 1987; Sakamoto, 1973) 或

Asperella 内 (Koyama, 1987; Baum, 1983; Keng, 1959; Ohwi, 1941), 另外一些学者把这些物种作为广义披碱草属 *Elymus s. lat.* 的一部分处理 (Löve, 1984; Dewey, 1984)。

Hystrix duthiei (Stapf) Bor 和 *Hystrix longearistata* (Hackel) Honda 是猬草属中 2 个四倍体物种 ($2n=4x=28$), 植株外形非常相似。因此, Koyama (1987) 把 *H. longearistata* 处理为 *H. duthiei* 的异名; Baden *et al.* (1997) 从形态特征分析, 把 *H. longearistata* 处理为 *H. duthiei* ssp. *longearistata*。为了研究这两个分类单位的亲缘关系, 本文进行了它们之间的人工杂交, 研究亲本和杂种 F_1 花粉母细胞减数分裂中期染色体配对行为和繁育特性, 并对它们的形态特征、地理分布和生境进行了比较分析。

1 材料和方法

1.1 材料

H. duthiei 采集于四川崇州市九龙沟和汶川县卧龙, *H. longearistata* 采于日本东京。栽种于四川农业大学小麦研究所多年生种质圃。

1.2 方法

1.2.1 种间杂交 母本小花人工去雄, 套以玻璃纸袋, 当柱头张开后, 授与父本新鲜花粉, 套袋隔离。成熟时收获杂交种, 统计杂交结实率。播种期将杂种种子在培养皿中 25°C 恒温发芽, 后移栽于盆中。

1.2.2 染色体配对分析 杂种及亲本孕穗期取减数分裂盛期的幼穗, 用卡诺氏 II (乙醇: 氯仿: 冰醋酸 = 6:3:1) 固定, 24 h 后转入 75% 酒精, 贮藏于 4°C 冰箱中备用。醋酸洋红染色, 压片观察并统计杂种 F_1 及亲本花粉母细胞减数分裂中期 I 染色体配对行为。C-值 (平均染色体臂配对频率 The mean arm pairing frequency) 的计算按 Kimber & Alonso (1981) 的方法。

1.2.3 形态比较 对亲本和杂种 F_1 的 20 个形状进行观察、测定、计算平均值。

1.2.4 育性检测 亲本及杂种 F_1 的花粉粒用碘-碘化钾饱和溶液染色, 统计可育性, 并统计亲本及杂种的结实率。

杂种及凭证标本存于四川农业大学小麦研究所标本室 (SAUTI)。

2 结果与分析

2.1 种间杂交

以 *H. duthiei* 和 *H. longearistata* 为父母本进行人工杂交, 杂交结果列于表 1 中。*H. duthiei* \times *H. longearistata* 和 *H. longearistata* \times *H. duthiei* 的杂交结实率分别为 83.33% 和 72.92%。杂种种子发育良好, 几乎都能发芽形成长势良好的植株。总共得到 52 株杂种植株, 以后均能抽穗成熟。

2.2 形态特征

测定亲本和杂种 F_1 的 20 个形态特征, 结果列于表 2。*H. duthiei* 比 *H. longearistata* 的植株高, 而 *H. longearistata* 比 *H. duthiei* 的叶宽大; *H. duthiei* 每小穗有 1~2 个小花, 而 *H. longearistata* 每小穗具 2~3 个小花; *H. duthiei* 无颖, *H. longearistata* 具 0.5~1 mm 小芒状颖或者无颖; 在顶节间、穗轴节、外稃、外稃芒、内稃和花药的长度上, *H.*

longearistata 都比 *H. duthiei* 大。杂种 F_1 在许多形态性状上趋于两亲本之间的中间类型(表 2. 图 1:A, B)。

2.3 减数分裂中期 I 染色体配对

亲本和杂种 F_1 花粉母细胞减数分裂中期 I 染色体配对结果列于表 3。亲本和杂种的染色体配对正常, 具高频率的环状二价体(图 2:A~D)。*H. duthiei* \times *H. longearistata* 杂种中平均具有 13.98 II 和 0.04 I (图 2:C), 而在 *H. longearistata* \times *H. duthiei* 中具有 14.00 个二价体(图 2:D)。两个组合中均未观察到多价体的存在。在 *H. duthiei* \times *H. longearistata* 和 *H. longearistata* \times *H. duthiei* 中, 平均每细胞交叉数分别为 27.30 和 27.63, C-值分别为 0.98 和 0.99。偶尔可观察到四分体中的微核。

2.4 花粉育性

亲本和杂种 F_1 的花粉粒育性结果见表 4。亲本的花粉育性和结实率正常。杂种 F_1 的花粉粒仅部分可育, *H. duthiei* \times *H. longearistata* 的花粉育性为 24.80%, 而 *H. longearistata* \times *H. duthiei* 的育性为 9.74%。 F_1 杂种的结实率较低, 分别为 10.85% 和 7.53%。

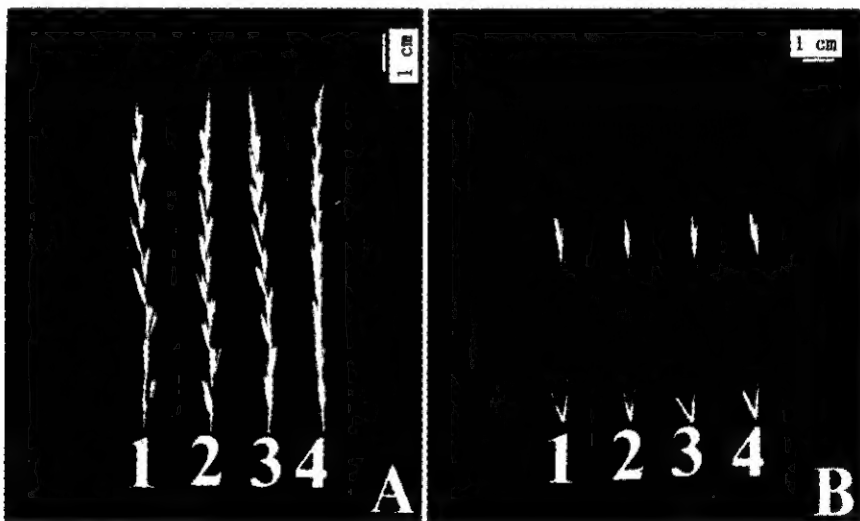


图 1 亲本及杂种的穗部形态

Fig. 1 Spikes of *H. duthiei*, *H. longearistata* and their F_1 hybrids A. Spikes; B. Spikelet, lemma and palea

1. *H. duthiei* (Jiulonggou); 2. *H. duthiei* (Jiulonggou) \times *H. longearistata*;
3. *H. longearistata* \times *H. duthiei* (Wolong); 4. *H. longearistata*

表 1 杂交结果

Table 1 Results of crosses

杂交组合 Combinations	授粉小花数 No. of pollinated florets	杂交结实率 Seed set No. %	发芽率 Germination(%)	杂种植株数 Plant obtained
<i>H. duthiei</i> (Jiulonggou) \times <i>H. longearistata</i>	24	20 83.33	95.00	19
<i>H. longearistata</i> \times <i>H. duthiei</i> (Wolong)	48	35 72.92	94.29	33

表 2 *H. duthiei*, *H. longearistata* 和杂种 F_1 的形态特征比较Table 2 Comparison of morphological characters among *H. duthiei*, *H. longearistata* and their F_1 hybrids

特征 Characters	<i>H. duthiei</i> (Jiulonggou)	<i>H. duthiei</i> (Wolong)	<i>H. longearistata</i>	<i>H. duthiei</i> (Jiulonggou) \times <i>H. longearistata</i>	<i>H. longearistata</i> \times <i>H. duthiei</i> (Wolong)
株高 Height(cm)	80.71 \pm 22.15	78.25 \pm 18.17	71.79 \pm 11.97	84.93 \pm 10.35	72.63 \pm 10.90
穗长 Length of spike(cm)	15.72 \pm 1.13	15.67 \pm 1.67	15.50 \pm 1.66	15.34 \pm 1.78	14.78 \pm 2.25
顶节长 Length of top internode(cm)	18.05 \pm 6.07	17.96 \pm 4.18	24.77 \pm 4.36	23.80 \pm 2.40	23.80 \pm 3.21
旗叶长 Length of flag leaf (cm)	15.96 \pm 3.47	15.74 \pm 2.85	16.80 \pm 2.25	16.08 \pm 2.68	16.31 \pm 3.25
旗叶宽 Width of flag leaf (cm)	1.64 \pm 0.31	1.60 \pm 0.31	1.94 \pm 0.31	1.82 \pm 0.31	1.87 \pm 0.28
叶长 Length of leaf(cm)	19.42 \pm 3.01	19.07 \pm 2.02	18.89 \pm 1.98	18.86 \pm 2.48	17.22 \pm 1.99
叶宽 Width of leaf(cm)	1.79 \pm 0.28	1.71 \pm 0.26	2.14 \pm 0.22	1.98 \pm 0.31	1.74 \pm 0.31
穗节长 Length of rachis node (cm)	0.80 \pm 0.18	0.87 \pm 0.25	1.24 \pm 0.26	0.92 \pm 0.28	1.05 \pm 0.27
每小穗小花数 No. of florets per spikelet	1.75 \pm 0.45	1.75 \pm 0.60	2.18 \pm 0.60	1.76 \pm 0.44	1.76 \pm 0.44
颖 Glume	none	none	none or 0.5~ 1mm throne	none	none
外稃长 Length of lemma (cm)	1.05 \pm 0.05	1.04 \pm 0.07	1.15 \pm 0.08	1.33 \pm 0.07	1.33 \pm 0.07
外稃芒长 Length of lemma awn (cm)	2.45 \pm 0.27	2.57 \pm 0.32	3.05 \pm 0.40	2.42 \pm 0.17	2.73 \pm 0.37
内稃长 Length of palea (cm)	0.98 \pm 0.04	0.96 \pm 0.03	1.05 \pm 0.07	1.05 \pm 0.04	1.03 \pm 0.03
花药长 Length of anther (cm)	0.54 \pm 0.03	0.52 \pm 0.05	0.62 \pm 0.05	0.56 \pm 0.03	0.51 \pm 0.06
穗轴毛 Hairs on rachis	+	+	+	+	+
浆片毛 Hairs of callus	+	+	+	+	+
基盘毛 Hairs of lodicule	+	+	+	+	+
雌蕊毛 Hairs on pistil	+	+	+	+	+
外稃毛 Hairs on lemma	+	+	+	+	+
花药颜色 Color of anther	yellow	yellow	yellow	yellow	yellow

Note: +, 有毛 Hairy

表 3 *H. duthiei*, *H. longearistata* 和杂种 F_1 花粉母细胞减数分裂中期 I 的染色体配对
Table 3 Chromosome pairing at MI of PMCs in *H. duthiei*, *H. longearistata* and their F_1 hybrids

亲本和杂交组合 Parents and Combinations	2n	观察 细胞数 No. of cells observed	染色体配对 Chromosome pairing			每细胞 交叉数 Chiasma per cell	C-值 C-value	
			I	II				
			Total	Rods	Rings			
<i>H. duthiei</i> (Jiulonggou)	28	50	- 14.00 (14)	0.30 (0~2)	13.70 (12~14)	27.70 (26~28)	0.99	
<i>H. duthiei</i> (Wolong)	28	50	- 14.00 (14)	0.22 (0~2)	13.78 (12~14)	27.78 (26~28)	0.99	
<i>H. longearistata</i>	28	50	- 14.00 (14)	0.30 (0~2)	13.70 (12~14)	27.70 (26~28)	0.99	
<i>H. duthiei</i> (Jiulonggou) × <i>H. longearistata</i>	28	50	0.04 (0~2)	13.98 (13~14)	0.66 (0~3)	13.32 (11~14)	27.30 (25~28)	0.98
<i>H. longearistata</i> × <i>H. duthiei</i> (Wolong)	28	63	- 14.00 (14)	0.37 (0~2)	13.63 (12~14)	27.63 (26~28)	0.99	

表 4 *H. duthiei*, *H. longearistata* 和杂种 F_1 的花粉育性和结实率
Table 4 Pollen fertility and seed set in *H. duthiei*, *H. longearistata* and their F_1 hybrids

亲本和杂种 Parents and hybrids	观察花粉粒数目 No. of pollen grains observed	花粉育性 Pollen fertility		观察小花数目 No. of florets	结实率 Seed set	
		No.	%		No.	%
<i>H. duthiei</i> (Jiulonggou)	756	687	90.87	174	147	84.48
<i>H. duthiei</i> (Wolong)	633	578	91.31	112	96	85.74
<i>H. longearistata</i>	956	837	87.55	150	125	83.33
<i>H. duthiei</i> (Jiulonggou) \times <i>H. longearistata</i>	742	184	24.80	258	28	10.85
<i>H. longearistata</i> \times <i>H. duthiei</i> (Wolong)	493	48	9.74	146	11	7.53

2.5 生境及分布

H. duthiei 生长在山谷森林下, 海拔 600~2000 m 左右。呈间断分布, 分布于包括印度北部、尼泊尔西部和中国西南部的喜马拉雅地区, 在中国中部到东部有少量分布, 朝鲜也有分布。而 *H. longearistata* 长于阴湿的山林和沿河的灌丛中, 海拔 700~1100 m 左右。特产于日本, 从九州到北海道都有分布(图 3)。

3 讨论

H. longearistata 与 *H. duthiei* 在形态上极其相似, Koyama (1987) 和 Baden *et al.* (1997) 把它们作为同一物种处理。20 个形态特征的比较表明它们的差异较小, 主要表现在叶宽、外稃芒长和每小穗小花数目有变化。因此, 把它们作为同一物种处理是合理的。

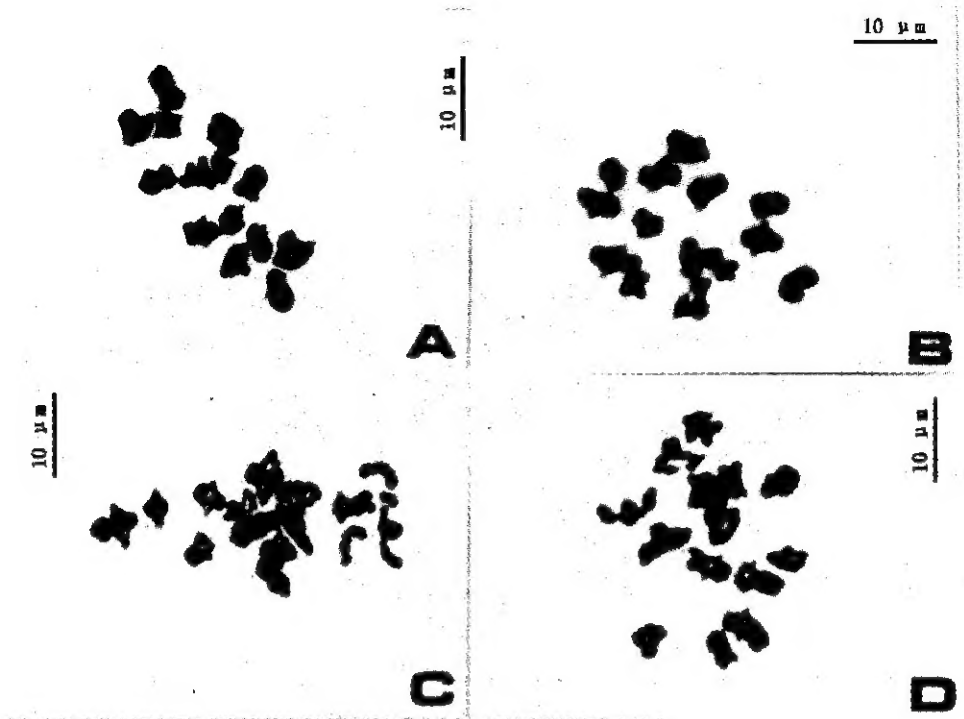


图2 亲本及杂种减数分裂中期 I 染色体配对

Fig. 2 Chromosome pairing at MI of PMCs in the parents and their F_1 hybrids

A: *H. duthiei* (Jiulonggou) with 14 bivalents; B: *H. longearistata* with 14 bivalents; C: *H. duthiei* \times *H. longearistata* with 2 univalents and 13 bivalents; D: *H. longearistata* \times *H. duthiei* with 14 bivalents.

在种间杂种的研究上，有些学者 (Dewey, 1984; Kimber, 1983; Sakamoto, 1966; Kihara, 1930) 认为，杂种 F_1 减数分裂中期 I 染色体的配对行为可作为染色体同源和属、种进化关系的一个指标，高频率的染色体配对能表明两亲本有相当近的亲缘关系。本研究中，*H. duthiei* 和 *H. longearistata* 之间容易杂交，杂种种子发育良好。杂种 F_1 减数分裂中期 I 具有非常高的二价体配对频率 (13.94 和 14.00)，结果表明，*H. longearistata* 的两个染色体组与 *H. duthiei* 的两个染色体组同源性极高，它们的亲缘关系很近。但是它们的杂种 F_1 花粉育性为 9.74% 和 24.80%，结实率为 7.50% 和 10.85%，这可能说明这两个分类群之间存在着重要的遗传分化，以致出现一定程度的配对后隔离 (Postmating isolation) 的现象。这可能是由于这两个类群在其进化过程中，长时间的地理隔离所致。它们是不同的地理宗，在分类学上可作为亚种处理。

獐草 (中国主要植物图说 - 禾本科)

Hystrix duthiei (Stapf) Bor, Indian Forester 66: 544. 1940. — *Asperella duthiei* Stapf ex Hooker f. Fl. Brit. Ind. 7: 375. 1896. — *Elymus duthiei* (Stapf) A. Löve, Feddes Rept. 95: 465. 1984. — *Hystrix duthiei* (Stapf) Keng, Sinensia. 11: 411. 1940. TYPE: China. Sichuan (四川), Wenchuan (汶川县), J. L. Yang & J. Yan (杨俊良、颜济) 83056 [SAUTI (四川农业大学小麦研究所标本室)].

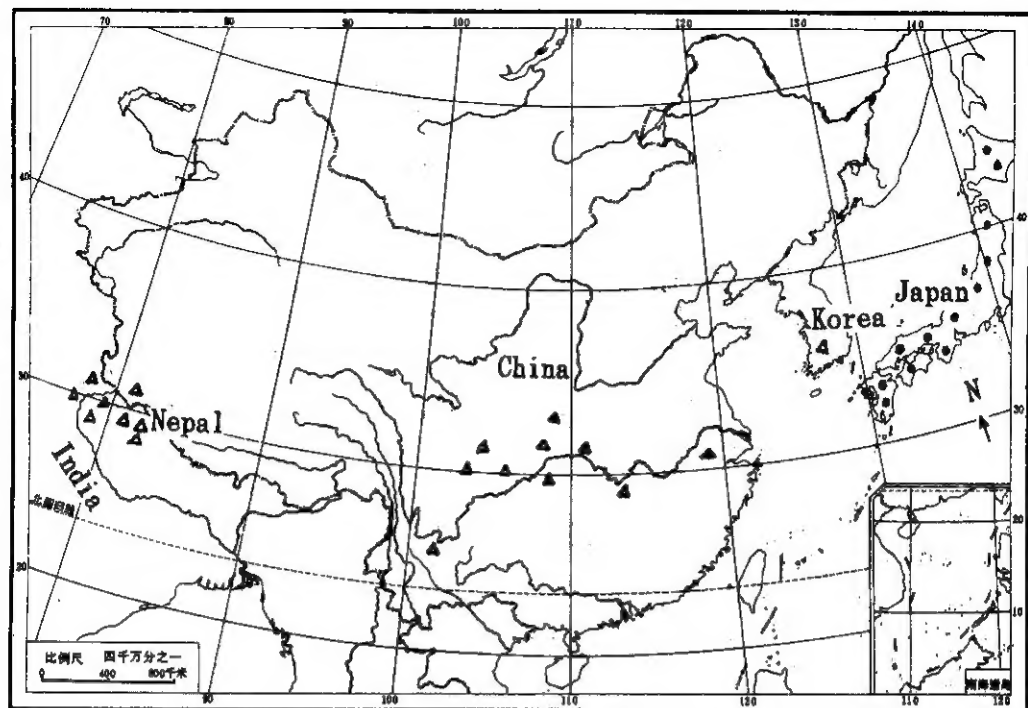


图3 *Hystrix duthiei* 和 *H. longearistata* 的地理分布

Fig. 3 Geographic distributions of *H. duthiei* and *H. longearistata* (●: *H. longearistata*, ▲: *H. duthiei*)

猗草 (原亚种)

ssp. *duthiei*

长芒猗草 (新拟)

ssp. *longearistata* (Hackel) Baden, Fred. & Seberg, Nord. J. Bot. 17: 461. 1997.

— *Asperella sibirica* (Trautv.) Kuntze var. *longearistata* Hackel, Bull. Herb. Boiss. 2 Ser., 4: 525. 1904. — *Elymus asiaticus* A. Löve ssp. *longearistatus* (Hackel) A. Löve, Feddes Repert. 95: 465. 1984. — *Asperlla longearistata* (Hackel) Ohwi, Act. Phytotax. Geobot. 10: 103. 1941. — *Hystrix longearistata* (Hackel) Honda, Journ. Fac. Sci. Uni. Tokyo 3, 3(1): 14. 1934. TYPE: Japan. Kyoto (京都市), 板本宁男 [SAUTI (四川农业大学小麦研究所标本室)].

参 考 文 献

- Baden C, Frederiksen S, Seberg O, 1997. A taxonomic revision of the genus *Hystrix* (Triticeae, Poaceae). Nord J Bot, 17: 449~467
- Baum B R, 1983. A phylogenetic analysis of the tribe Triticeae (Poaceae) based on morphological characters of the genera. Can J Bot, 61: 518~535
- Bor N L, 1960. The Grasses of Burma, Ceylon, India and Pakistan. New York: Pergamon Press. 677
- Dewey D R, 1984. The genome system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the perennial Triticeae. In: Gustafson J P ed. Gene Manipulation in Plant Improvement. New York: Plenum. 209~280

- Hitchcock A S, 1951. Manual of the Grasses of the United States (2nd edition revised by Agnes Chase). Washington D C: USDA Misc Publ 200 U S Gov't Print ing Offica
- Keng Y-L (耿以礼), 1959. Flora Illustralis Plantarum Primarum Sinicarum (Gramineae). Beijing: Science Press. 444~446
- Kihara H, 1930. Genome analysis of *Triticum* and *Aegilops*. Cytologia, 1: 263~270
- Kimber G, 1981. Genome analysis in the genus *Triticum*. In: Sakamoto S ed. Proceedings of the 6th International Wheat Genetics Symposium, Kyoto, Japan. Kyoto: Kyoto University Press. 23~28
- Kimber G, Alonso L G, 1981. The analysis of meiosis in hybrids. III. Tetraploid hybrids. Can J Genet Cytol, 23: 235~254
- Koyama T, 1987. Grasses of Japan and Its Neighboring Regions, An Identification Manual. Tokyo: Kodansha. 53~57
- Kuo P-C(郭本兆), 1987. Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Vol 9(3). Beijing: Science Press. 34~37
- Löve A, 1984. Conspectus of the Triticeae. Feddes Repert, 95: 425~521
- Ohwi J, 1941. Gramina Japonica I. Acta Phytotax et Geobot, 10(2): 98~105
- Osada T, 1989. Illustrated Grasses of Japan. Tokyo: Heibonsha
- Pilger R, 1954. Das System der Gramineae. Bot Jahrb Syst, 76: 281~284
- Sakamoto S, 1966. Cytogenetic studies in the tribe Triticeae. IV. Natural Hybridization among Japanese *Agropyron* species. Jap J Genet, 41 (3): 189~201
- Sakamoto S, 1973. Patterns of phylogenetic differentiation in the tribe Triticeae. Seiken Zihō, 24: 11~31